Versuche über die Assimilation von Euphrasia (sens. lat.) und über die Transpiration der Rhinantheen

von

Rudolf Seeger.

Aus dem botanischen Institut der k. k. Universität in Innsbruck.

(Vorgelegt in der Sitzung am 20. Oktober 1910.)

Gelegentlich seiner ausgedehnten Studien über die halbparasitischen Rhinantheen hat Prof. Heinricher mit zahlreichen Vertretern dieser Gruppe Versuche unternommen, durch die ihre Assimilationstüchtigkeit nachgewiesen wurde. Die ganze Assimilationsfrage hat eine ausführlichere Behandlung insbesondere im Heft VI der »grünen Halbschmarotzer« gefunden, auf das ich, was alles Historische betrifft, verweise.[1] In dieser Abhandlung beschreibt Heinricher außer einigen schlagenden Assimilationsversuchen mit *Melampyrum* auch Transpirationsversuche mit derselben Gattung. Letztere wurden mit Benutzung der Stahl'schen Kobaltpapiermethode ausgeführt. Über ähnliche Assimilations- und Transpirationsversuche, die ich mit Angehörigen der Gattung *Euphrasia* (sens. lat.) und vergleichshalber mit *Alectorolophus hirsutus* und einigen Autotrophen, unter anderem *Veronica Chamaedrys,* unternahm, möchte ich im folgenden kurz berichten. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Heinricher, bin ich für die Anregung zu dieser Untersuchung wie für viele Ratschläge zu größtem Danke verpflichtet.

---

[1] E. Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer. VI. Zur Frage nach der assimilatorischen Leistungsfähigkeit der grünen, parasitischen Rhinanthaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1910.

I. Assimilationsversuche.

Die Assimilationsversuche erstrecken sich nur auf Angehörige der Gattungen *Euphrasia*, *Odontites* und *Orthantha*. Aus der erstgenannten Gattung hatte ich als Versuchspflanze *Euphrasia Rostkoviana*, jene Art, bei der der Parasitismus, wie die Kulturversuche Heinricher's zeigten, am vorgeschrittensten ist und die, wie aus meinen später zu veröffentlichenden Untersuchungen hervorgeht, unter allen Euphrasien auch das am wenigsten entwickelte Assimilationssystem besitzt. Die Assimilationsversuche speziell mit *Euphrasia Rostkoviana* dürften vielleicht deshalb nicht ohne Interesse sein, weil von Bonnier[1] in seiner von Heinricher u. a. mehrfach kritisch zitierten Abhandlung über die Assimilation der grünen Halbschmarotzer angegeben wird, daß die Assimilationsenergie von *Euphrasia officinalis*, d. i. nach der modernen Terminologie[2] zum größten Teil *E. Rostkoviana*, »sozusagen gleich Null« ist. Heinricher gelangte im Gegensatz zu Bonnier durch seine Kulturversuche zu der Einsicht, daß die Euphrasien ihre Kohlehydrate selbst durch Assimilation zu erzeugen vermögen. Seine ausgedehnteren Assimilationsversuche betreffen aber *Melampyrum*, da er, gerade mit dem Studium dieser Gattung beschäftigt, Kulturen davon zur Hand hatte. Es blieb also die Assimilationstüchtigkeit der Euphrasien immer noch direkt zu prüfen übrig. Wie Pfeffer in seiner »Pflanzenphysiologie« ohne nähere Angaben mitteilt, wurde die Assimilation von »*Euphrasia officinalis*« allerdings bereits im Leipziger Institut nachgewiesen.[3] Pfeffer erwähnt nur die außerordentliche Empfindlichkeit der Chromatophoren dieser Art gegen äußere Störungen und führt darauf das negative Ergebnis der Assimilationsversuche Bonnier's zurück. Meine Assimilationsversuche sind in der Art der Ausführung im wesentlichen eine Wiederholung der von Heinricher mit *Melampyrum* angestellten.

---

[1] G. Bonnier, Sur l'assimilation des plantes parasites à chlorophylle. Comptes rendus des séances de l'académie d. sciences. Tom. CXIII, Paris 1891.

[2] R. v. Wettstein, Monographie der Gattung *Euphrasia*. Leipzig 1896.

[3] Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., I. Bd., p. 287.

Sie bezwecken, zunächst überhaupt das Stattfinden der Assimilation zu zeigen, dann festzustellen, welchen Anteil die Spaltöffnungen der Ober-, beziehungsweise Unterseite des Blattes am Assimilationsgaswechsel nehmen, und endlich auch über die Geschwindigkeit der Abfuhr der gebildeten Stärke aus den Blättern ein Urteil zu ermöglichen. Die Experimente wurden sämtlich mit ausgewachsenen Stengelblättern kräftiger, eben in die Blütenperiode tretender Pflanzen, die eigens dazu gezogen waren, im botanischen Garten in Innsbruck vorgenommen. Versuche in CO_2-freier Atmosphäre oder sonstige Komplikationen waren für meinen Zweck überflüssig, weil wir ja durch die Untersuchungen Böhm's[1] und Arthur Meyer's[2] wissen, daß neu gebildete Stärke in einem vollkommen ausgewachsenen Laubblatt nur von eigener Assimilation desselben herrühren kann. Der Nachweis der Stärke erfolgte in der allbekannten Weise durch die Sachs'sche Jodprobe.[3]

a) **Euphrasia Rostkoviana** Hayne.

Die Versuchspflanze wurde mit dem Dunkelrezipienten bedeckt, nachdem einige Raum und Licht nehmende Nachbarpflanzen abgeschnitten worden waren. Sie blieb verdunkelt vom 25. Juli 7^h abends bis 26. Juli 9^h 10^m vormittag. Um diese Zeit wurde die eine Spreitenhälfte von drei Blättern oberseits, von zweien unterseits, von zwei anderen beidseitig mit Kakaowachs bestrichen. Die andere Hälfte der Spreite blieb bei allen Blättern frei.[4] Ein gleich nach Entfernung des Dunkelrezipienten der Jodprobe unterworfenes Blatt blieb gelblichweiß, war also stärkeleer. Um 11^h 10^m vormittag des 27. Juli wurden die übrigen Blätter geprüft. Blätter ohne Kakaowachsüberzug enthielten Stärke in Menge, ebenso die frei gelassenen

---

[1] J. Böhm, Über Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern. Diese Sitzungsberichte, I. Abt., 1876, Bd. 73, p. 39.

[2] A. Meyer, Über die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. Botan. Ztg., 43, p. 417.

[3] J. Sachs, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. I. Bd., p. 355 ff.

[4] Vgl. E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Ztg., 1894.

Hälften der einseitig bestrichenen Blätter (Jodprobe kohlschwarz). Die beiderseits bestrichenen Blatthälften erwiesen sich als vollkommen stärkeleer; fast frei von Stärke waren auch die nur unterseits bestrichenen Blatteile (Jodprobe hellbraun). Jene Blatthälften, deren Spaltöffnungen nur oberseits verklebt gewesen waren, hatten zwar viel weniger assimiliert als die ohne Verklebung gelassenen, doch erwies sich die Wirkung des Bestreichens der Oberseite als lange nicht so stark wie die der Verstopfung der unterseitigen Spaltöffnungen, denn die oberseits bestrichenen Blatteile wurden bei der Jodprobe noch schwarzbraun bis schwarz. Dieses Verhalten machte es notwendig, die Versuchsblätter auf die Spaltöffnungsverteilung zu untersuchen. Als ein mittleres Verhältnis stellte sich bei diesen Blättern folgendes heraus: Anzahl der Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter oben 100, unten 130.[1] Nachdem also die Spaltöffnungszahl für oben bei diesen Blättern nahe an die für die Unterseite gefundene heranreicht, könnte man eine verhältnismäßig viel größere Wirkung der Verstopfung der oberseitigen Spaltöffnungen auf die Assimilation vermuten, als die Beobachtung lehrte. Das Resultat der Versuche erklärt sich ohne Zweifel aus der spezifischen Funktion des Schwammparenchyms als Durchlüftungsgewebe. Indem nämlich beispielsweise auf 1 cm^2 der Blattunterseite die Stomata undurchgängig gemacht werden, wird eine viel größere Zelloberfläche von der Zufuhr kohlensäurehaltiger Luft abgeschnitten, als wenn dieselbe Fläche der Epidermis der Oberseite des Blattes undurchlässig gemacht wird, deren Spaltöffnungsporen in ein relativ wenig ausgebildetes System von Interzellularen führen. Daß aber die Stomata der Blattoberseite doch von ziemlicher Bedeutung für die Assimilation sind, zeigen die beschriebenen Versuche. Ihre Wirkung besteht wohl darin, daß sie einen Durchzugsstrom von Luft durch das ganze Blatt ermöglichen und so die Menge der Kohlensäure, die in das Mesophyll gelangt, vermehren.

Die beschriebene Versuchsreihe erweist das Stattfinden energischer Assimilation bei *Euphrasia Rost-*

---

[1] Vergleiche aber auch das bei Besprechung der Transpirationsversuche (p. 995) über die Spaltöffnungszahlen Gesagte.

koviana und zeigt den Einfluß der Wegsamkeit der Spaltöffnungen auf die Intensität derselben. Mehrere Kontrollversuche hatten dasselbe Ergebnis wie der beschriebene. Besonders erwähnen möchte ich nur noch eine Reihe von Versuchen mit *Euphrasia Rostkoviana*, weil sie so augenfällig zeigt, welch hohen Einfluß auch hier die Lichtstärke auf die Assimilation ausübt.

Im Kulturbeet hatten die Wirtspflanzen (*Capsella, Polygonum* und verschiedene Gartenunkräuter) eine kräftige *Euphrasia*-Pflanze derart überwuchert, daß sie nur mehr mit der äußersten Spitze aus dem dichten umgebenden Pflanzenwuchs hervorsah. Bei dieser *Euphrasia* zeigten sich mehrere vom Grunde des Stengels genommene Blätter am 25. Juli um 3^h nachmittags ganz stärkeleer, während gleichzeitg freier stehende Artgenossen mit Stärke vollgefüllte Blätter hatten. Entweder war also in den untersuchten Blättern gar kein Kohlehydrat gebildet worden oder nur so wenig, daß das Assimilationsprodukt sofort zu den Vegetationspunkten und zu den in Entfaltung begriffenen Blüten abgeführt worden war, so daß es gar nicht zur Stärkeablagerung kam. Es war nun interessant, zu beobachten, wie sich diese Pflanze bei guten Beleuchtungsverhältnissen verhielt. Um solche zu erzielen, wurden um 3^h nachmittags die störenden Nachbarpflanzen abgeschnitten. 4 Stunden nachher, um 7^h abends, fand ich in einem anderen von der Basis des Stengels genommenen Blatte Speicherung geringer Stärkemengen. Am nächsten Tage enthielt das Paarblatt des zuerst leer gefundenen schon um 9^h 30^m morgens sehr reichliche Stärkemengen. Dieses Beispiel zeigt drastisch, wie kräftig gedeihende Wirtspflanzen imstande sind, die Euphrasien durch Lichtentzug zu schädigen und allmählich ganz zu unterdrücken, was sich auch in den Kulturen Prof. Heinricher's mehrfach zeigte.[1]

Endlich wurden noch, um die Geschwindigkeit der Abfuhr der Assimilate zu ermitteln, am 25. Juli 3^h 30^m nachmitags zahlreiche Blätter einer starken frei stehenden Pflanze ober- und

---

[1] Vgl. z. B. Die grünen Halbschmarotzer, II, p. 391. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXII.

unterseits mit Kakaowachs bestrichen, aber so, daß die eine Hälfte der Spreite unbedeckt blieb. Ein sofort entnommenes Probeblatt enthielt reichlich Stärke; die anderen Blätter wurden in Zwischenzeiten der Jodprobe unterworfen. Nach 40 Minuten war bereits ein sehr geringer Unterschied im Farbenton zwischen bestrichener und freier Blatthälfte bemerkbar. Erst nach 2 Stunden aber konnte die Verschiedenheit der Färbung als sehr auffallend bezeichnet werden. Nach $3^1/_2$ Stunden war noch ein beträchtlicher Rest von Stärke in der bedeckten Blatthälfte vorhanden. Am nächsten Tage um 9^h 30^m früh enthielt die bedeckte Hälfte keine Spur von Stärke, während die freie voll von solcher (offenbar seit Sonnenaufgang gebildeter) war. Diese Versuchsreihe zeigt, daß auch die Ableitung der Assimilate aus den Blättern von *Euphrasia Rostkoviana* vollkommen normal erfolgt.

b) **Odontites verna** (Bell.) Dum. und **Orthantha lutea** (L.) Kern.

Analoge Versuche wie mit *E. Rostkoviana* wurden mit *Odontites verna* und *Orthantha lutea* vorgenommen. Sie hatten dasselbe Resultat wie jene. Es ergab sich vollkommen normale Stärkebildung.

Ganz wie bei *E. Rostkoviana* stellte sich auch hier heraus, daß durch Verstopfung der oberseitigen Stomata zwar eine beträchtliche Verminderung der Assimilationstätigkeit verursacht wird, daß diese Hemmung aber lange nicht so groß ist, wie wenn die Blattunterseite für die Luft undurchlässig gemacht wird. In letzterem Falle wird nämlich auch bei diesen Arten die Assimilation fast gänzlich verhindert.

Diese Resultate wurden durch mehrere Versuchsreihen, die übereinstimmende Ergebnisse hatten, gewonnen. Die verschiedene Wirkung der Stomata der Ober- und Unterseite des Blattes erklärt sich in derselben Weise wie bei *E. Rostkoviana.*

Mit *Odontites* wurde auch noch eine Versuchsreihe zum Nachweis der Geschwindigkeit der Stärkeabfuhr angestellt, die zeigte, daß diese in derselben normalen Art und Zeit erfolgt wie bei *E. Rostkoviana.*

II. Transpirationsversuche.

Die wichtigste, durch diese Experimente zu beantwortende Frage war die, ob die Transpiration der halbparasitischen Rhinantheen stärker ist als diejenige nichtparasitischer Pflanzen. Es waren also außer Rhinantheen (*Alectorolophus, Odontites, Euphrasia, Orthantha*) auch noch eine Reihe autotropher Pflanzen in die Versuche einzubeziehen. Um einen allgemeinen Überblick über die Transpirationsstärke zu gewinnen, wurden zunächst Kobaltpapierversuche unternommen. Durch solche wurde auch festgestellt, welchen Anteil die Ober- und Unterseite des Blattes an der Wasserabgabe nehmen. Um aber das Verhältnis der Transpirationsgröße der verschiedenen Arten zahlenmäßig zu bekommen, wurden Versuche mit der Wage notwendig.

A. Kobaltpapierversuche.

Die Versuchsanstellung war ganz die von Stahl beschriebene.[1] Die zu prüfenden Blätter wurden zwischen mit fünfprozentiger Kobaltchlorürlösung getränktes, sorgfältig getrocknetes Filtrierpapier gelegt und so zwischen zwei Objektträgern mit Bindfaden befestigt. Geringe Spuren von Feuchtigkeit bewirken Rotfärbung des trocken blauen Papiers. Bei sehr gründlicher Durchfeuchtung bilden sich im Papier Blasen.

a) Euphrasia Rostkoviana Hayne.

Ich beschreibe nur den Verlauf des letzten Versuches, weil die übrigen alle gleich verliefen. Am 21. Juli wurde um 4^h 15^m nachmittags eine kräftige Pflanze ausgezogen und im Schatten bei zirka 30° C. dem Winde ausgesetzt liegen gelassen. Von Zeit zu Zeit wurde mit einem Blatte die Kobaltpapierprobe vorgenommen.

Blatt 1. Genommen und zwischen Kobaltpapier gelegt 4^h 15^m, zeigt sofort oberseits eine deutliche, vom Rande gegen die Mitte fortschreitende Rötung. Unterseits erfolgt diese um einige Sekunden später und im Anfang etwas weniger deutlich.

---

[1] E. Stahl, Einige Versuche über Assimilation und Transpiration. Bot. Ztg., 1894, p. 118.

4^h 22^m ist das Kobaltpapier so feucht, daß sich Blasen bilden; unterseits etwas weniger.

4^h 26^m ist zwischen Ober- und Unterseite kein Unterschied bemerkbar. Um das ganze Blatt hat sich ein roter Hof gebildet.

Blatt 2. Genommen 4^h 30^m. Die Rötung beginnt schwach oberseits nach wenigen Sekunden, unterseits wieder etwas später. Das Blatt zeigte beim Einlegen bereits geringe Anzeichen beginnenden Welkens.

4^h 35^m beiderseits deutliche Rötung.

4^h 45^m beiderseits Blasenbildung im Papier.

Blatt 3. 4^h 44^m in deutlich welkem Zustand zwischen Kobaltpapier gelegt. Nach etwa 10 Sekunden Spuren von Rötung auf beiden Seiten zu bemerken.[1]

4^h 48^m beiderseits deutliche Rötung eingetreten.

4^h 51^m beiderseits Blasenbildung.

Blatt 4. 4^h 54^m genommen. Nach 1 Minute oberseits Rötung beginnend, unten erst nach $1^1/_2$ Minuten.

5^h 15^m bereits ein roter Hof um das Blatt da.

Blatt 5. 5^h 0^m genommen. Schon ganz verschrumpft.

5^h 08^m deutliche Rötung beiderseits bemerkbar.

5^h 25^m keine Änderung mehr.

Blatt 6. 5^h 09^m zwischen Kobaltpapier gegeben. Brüchigtrocken. Eine Verfärbung des Papieres tritt innerhalb 3 Stunden nicht mehr ein.

Viel schneller folgten alle in dieser Versuchsreihe beschriebenen Stadien des Welkens aufeinander, als ich am selben Tage das Experiment mit einzeln abgeschnitten welkenden Blättern wiederholte. Statt nach 47 Minuten vertrockneten die Blätter schon nach 28 Minuten so weit, daß sie das Kobaltpapier nicht mehr röteten. Der Grund dafür liegt darin, daß hier den Blättern nicht wie in der ersten Versuchsreihe das im Stengel enthaltene Wasser als Reserve zur Verfügung stand. Andere Variationen der Versuchanstellung

---

[1] Wohl vorwiegend oder ausschließlich kutikulare Transpiration, weil in diesem Zustande des Blattes die Spaltöffnungen bereits geschlossen sind. Vgl. p. 995, Anm. 3.

wurden auch gemacht, indem das eine Mal im Schatten, das andere Mal in der heißen Sonne experimentiert wurde. Die Unterschiede in der Intensität der Transpiration in Sonne und Schatten waren sehr bedeutende. Es dauerte z. B. in der Sonne einmal nur 4 Minuten, bis sich im Papier infolge der Feuchtigkeit Blasen bildeten, im Schatten gleichzeitig bei einem gleich frischen Blatte 20 Minuten. Dies war nicht überraschend, da die bedeutende Steigerung des Transpirationskoeffizienten mit der Temperaturzunahme bekannt ist.[1] Bei Versuchen mit nicht gewelkten Blättern aus dem sonnigen Kulturbeet zeigte sich stets, daß die Transpiration am stärksten an jener Blattseite war, deren Epidermis mehr Spaltöffnungen hatte. In der eingehender beschriebenen Versuchsreihe (p. 993 f.) ist dies die Blattoberseite; bei manchen Blättern zählte ich aber mehr Spaltöffnungen auf der Unterseite.[2] Bei diesen trat auch die Rötung des Kobaltpapieres unterseits zuerst ein. Bei Verwendung stärker angewelkter Blätter verschwand der Unterschied zwischen der Transpiration der Ober- und der Unterseite ganz. Dies erklärt sich dadurch, daß in diesen Fällen nur mehr die kutikulare Transpiration wirkte. Die stomatäre Wasserabgabe war durch Verschluß der Spaltöffnungen unterbunden.[3]

b) Andere Rhinantheen.

Am selben Tage, an dem ich den auf p. 993 f. beschriebenen Transpirationsversuch mit *E. Rostkoviana* durchführte, unternahm ich analoge Experimente mit *Odontites verna* und *Orthantha lutea*. An im Schatten bei 30° C. welkenden Sprossen erreichten die Blätter von *Orthantha* innerhalb 40 Minuten, die von *Odontites* nach 50 Minuten jenes Stadium der Trockenheit,

---

1 Vgl. das Zitat aus Renner auf p. 1000.

2 Vgl. p. 990.

3 Vgl. Blatt 3, 4 und 6, der auf p. 994 f. beschriebenen Versuchsreihe. Der jeweilige Öffnungszustand der Spaltöffnungen läßt sich durch Messung an Flächenschnitten feststellen, die sofort nach der Abnahme mit absolutem Alkohol fixiert werden. Zur Messung sind aber auch bei den Rhinantheen nur solche Stomata verwendbar, unter denen noch etwas Mesophyll an der Epidermis haftet. Vgl. Renner, Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora 1910, 100. Bd., p. 493.

in dem sie während mehrerer Stunden Kobaltpapier nicht mehr verfärben. Die Rötung desselben erfolgte durch frische Blätter bei *Orthantha* nach 5 Sekunden unterseits, nach zirka 20 Sekunden oberseits. Bei *Odontites* dauerte es ebenfalls nur wenige Sekunden, bis sich unterseits die ersten Spuren von Rötung zeigten, bedeutend länger (etwa 30 Sekunden), bis auch die Oberseite so viel Wasser abgegeben hatte. Der letztgenannte Umstand ist begreiflich, nachdem sich unterseits fast doppelt so viele Stomata vorfinden als oberseits. Auch bei *Alectorolophus Alectorolophus* Stern. (= *A. hirsutus* All.) trat aus demselben Grunde die Rötung des Kobaltpapieres durch die Unterseite um einige Sekunden früher ein als durch die Blattoberseite.[1]

c) Veronica und andere Autotrophe.

Vergleichshalber machte ich zu gleicher Zeit auch mit einigen autotrophen Phanerogamen Kobaltpapierversuche, die eine bedeutend geringere Transpiration ergaben als die bei den parasitischen Rhinantheen beobachtete. Bei frischen Blättern von *Veronica Chamaedrys* dauerte es 1 bis 3 Minuten, bis die Blattunterseite das Papier rötete; auf die Oberseite drang Feuchtigkeit nur vom Blattrande her ein. Ein Blatt von *Veronica Chamaedrys,* das 45 Minuten lang abgeschnitten gelegen war, verfärbte das Kobaltpapier erst nach 20 Minuten, und zwar nur auf der Unterseite. Bei Verwendung von ganz frischen Blättern rötete sich das Papier bei *Veronica peregrina* nach $^1/_2$ bis 1 Minute oberseits, nach 1 bis 4 Minuten unterseits. Als ich ein Blatt derselben Art 14 Minuten lang welken ließ, zeigte sich schwache Rötung oberseits erst nach 10 Minuten, unterseits nach 15 Minuten.

Bei *Veronica Buxbaumi* (frisch) trat Rötung oberseits nach 2, unterseits nach $^1/_2$ Minute ein.

---

[1] Die Transpiration des Blattes von *Euphrasia* und den anderen genannten Gattungen übertrifft offenbar die von *Melampyrum*, wo fast nur die Unterseite Spaltöffnungen trägt und stomatär transpiriert, diese allerdings ebenso stark wie bei *Euphrasia.* Vgl. Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer, VI, p. 563. Jahrb. f. wiss. Bot., XLVII, 1910.

Bei *Lamium album* dauerte es sogar 30 Minuten, trotz Verwendung eines frischen Blattes von sonniger Lage, bis sich das Papier unterseits rötete; oberseits war selbst nach 3 Stunden noch keine Spur von Verfärbung wahrzunehmen.

Die Transpiration der Rhinantheen ist also der dieser Pflanzen weit überlegen.

B. Wägungsversuche.

Die auffallend starke Transpiration der grünen Rhinantheen, die sich besonders in ungemein raschem Welken abgeschnittener oder ausgezogener Pflanzen äußert, wurde bereits mehrfach von verschiedenen Autoren erwähnt, von Heinricher sogar als »geradezu charakteristisch« bezeichnet.[1] Die beschriebenen Kobaltpapierversuche beweisen das Zutreffen dieser Bezeichnung, ja sie ergeben einen bedeutenderen Unterschied, als vielleicht zu erwarten war, indem sich herausstellte, daß die Transpiration der halbparasitischen Rhinantheen der aller darauf untersuchten Autotrophen um ein mehrfaches überlegen ist. Noch exakter ließ sich dieses Verhältnis durch zahlenmäßige Feststellung der Transpirationsgrößen mittels Wägungen dartun.

Zu den Versuchen wurden ausschließlich kräftige, eben sich zur Blüte anschickende Pflanzen verwendet, die vor der Benutzung im Kulturtopf längere Zeit am offenen Fenster im Sonnenschein gestanden waren, so daß die Stomata zu Beginn des Versuchs stets geöffnet waren. Einzelne vollkommen gesunde Blätter wurden abgeschnitten und die Schnittflächen sorgfältig mit Kakaobutter verklebt. Darauf wurde möglichst rasch die erste Wägung vorgenommen. Die Blätter legte ich, um den Luftzutritt von allen Seiten zu ermöglichen, auf ein Gestell von Hölzchen. Die Wage, auf der sich dieses befand, stand auf einem in die Mauer eingelassenen Tische offen an einem Fenster im hellen diffusen Licht. Um die Außen-

[1] Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer, VI, p. 544 (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1910, p. 544); außerdem z. B. Die grünen Halbschmarotzer, III (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, p. 732); Wettstein, Monographie der Gattung *Euphrasia*. Leipzig 1896, p. 30; Stahl, Der Sinn der Mycorrhizenbildung (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIV, 1900, p. 648).

bedingungen möglichst denen im Freien gleichzumachen, ließ ich während der ganzen Versuchsdauer ein zweites, 5 *m* entferntes, Fenster des Versuchsraumes offen stehen. Der Gewichtsverlust der Blätter, d. i. ihre Wasserabgabe, wurde zu Anfang des Versuchs alle 5 oder 10 Minuten, später nach größeren Zwischenzeiten bestimmt.

Euphrasia Rostkoviana Hayne.

I. Versuch: Auf der Wage fünf Blätter, je 1 cm^2 groß. Temperatur $t = 14°$ C., Barometerstand $p = 706$ *mm*, Luftfeuchtigkeit $F = 70\%$.[1]

Gesamtgewicht der fünf Blätter am Beginn des Versuches 0·162 *g*. Gesamtverluste an Wasser während je 10 aufeinanderfolgenden Minuten in Milligramm: 19, 16, 8, 7, 6, 6, 6, 6, 5, 4, 5, 4, 4, $3^1/_2$, $3^1/_2$, $3^1/_2$, dann in 100 Minuten 29 (pro 10 Minuten also durchschnittlich 2·9, doch jedenfalls anfangs mehr als später),[2] endlich während 12 Stunden insgesamt 2 *mg*. Spätere Wägungen ergaben keinen Gewichtsverlust mehr, die Blätter waren also lufttrocken; sie hatten während 4 Stunden 20 Minuten 136 *mg* Wasser, d. i. 85% ihres Gewichtes in frischem Zustand, abgegeben.[3] Die angeführte Zahlenreihe zeigt, daß die Transpiration innerhalb der ersten und auch noch der zweiten 10 Minuten des Versuches bedeutend stärker war als später. Die plötzliche Verminderung der Wasserabgabe nach einiger Zeit ist auf den Verschluß der Spaltöffnungen zurückzuführen. Dieser trat, wie die mikroskopische Untersuchung lehrte, unter den hier gegebenen Verhältnissen nach etwas weniger als $^1/_2$ Stunde (also in der dritten Zehnminutenperiode) ein. Wenigstens die in den ersten 10 Minuten beobachtete Transpiration dürfte der Wasserabgabe der fünf Blätter an

---

[1] Diese und die folgenden Angaben sind den »Meteorologischen Beobachtungen an der Universität Innsbruck« entnommen.

[2] Am Schlusse dieser 100 Minuten waren die Blätter bereits bis zur Brüchigkeit ausgetrocknet.

[3] Dieser Wassergehalt kommt dem von Schröder gefundenen Maximum von 90% sehr nahe. Vgl. D. Schröder, Über den Verlauf des Welkens und die Lebenszähigkeit der Laubblätter. Göttingen 1909. Bis zur Brüchigkeit vertrocknete Blätter von *Euphrasia* sind noch nicht tot, sondern erholen sich wieder vollkommen, wenn sie in Wasser gelegt werden.

der Pflanze unter denselben Außenbedingungen entsprechen, höchstens um ein Weniges geringer sein.[1]

II. Versuch: Fünf Blätter, Gesamtfläche 4·5 cm^2, Gesamtgewicht 187 *mg*, $p = 706$ *mm*, $t = 14°$, $F = 70\,\%$, Wasserabgabe in den ersten 10 Minuten des Versuches 14 *mg*.

Fast gleich groß wie die für *E. Rostkoviana* beobachteten Transpirationswassermengen sind die für die anderen untersuchten Rhinanthaceen gefundenen:

Odontites verna: Vier Blätter, Gesamtfläche 8·94 cm^2, Gesamtgewicht 195 *mg*, $p = 707$ *mm*, $t = 14°$, $F = 80\,\%$, Wasserverlust in den ersten 10 Minuten 17 *mg*.

Alectorolophus Alectorolophus: Zwei Blätter, Gesamtfläche 3·5 cm^2, $p = 712$ *mm*, $t = 22°$, $F = 50\,\%$, Gesamtgewicht 117 *mg*. Wasserabgabe in den ersten 10 Minuten 12 *mg*.

Auch diese Zahlen lassen sich zwar bei Berücksichtigung der verschieden großen Blattfläche bereits einigermaßen vergleichen, doch würde eine derartige Zusammenstellung noch nicht das wahre Verhältnis darstellen, da die einzelnen Versuche bei verschiedenen Transpirationsbedingungen (p, t, F) ausgeführt wurden. Um eine direkte Vergleichbarkeit der Resultate zu erzielen, müssen wir zu einer Umrechnung greifen. Die dazu nötige Formel ergibt sich aus den neuen, ausgezeichneten Untersuchungen O. Renner's über die Physik der Transpiration,[2] der die von Brown und Escombe[3] gegebenen Formeln für die Wasserabgabe des Laubblattes verbesserte und erst brauchbar machte. Mit Hilfe der Renner'schen Formel sind wir jetzt in der Lage, aus den anatomischen Verhältnissen die Menge des durch Transpiration vom Blatte abgegebenen Wassers für gewisse äußere Verhältnisse (p, t, F) in überraschend genauer Weise zu berechnen.

Renner gibt für die Transpiration eines Laubblattes in ruhiger Luft im Zeitraum von 1 Minute folgende Formel an:

---

[1] Vgl. auch die Berechnung auf p. 37, Anm. 1.

[2] Renner O., Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora 1910, 100. Bd., 4. Heft.

[3] Brown und Escombe, Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. *B*, Vol. XCIII, 1900.

$$T = \frac{R^2 \pi k \rho . 60}{\frac{R}{4} + \frac{l + \frac{r\pi}{2}}{n . r^2 \pi}}$$

In dieser Formel[1] sind die »Außenbedingungen« (p = Barometerstand, t = Temperatur in Celsiusgraden, F = Luftfeuchtigkeit in Prozenten) in den Ausdrücken k und ρ enthalten:

$$k = 0 \cdot 230 \left(\frac{273+t}{273}\right)^2 \cdot \frac{760}{p}. \text{ (Anm. 2)}$$

ρ = Gewicht eines Kubikzentimeters Dampf von der Sättigung $(100-F)\%$ bei der Temperatur t.[3]

In den übrigen in der Formel enthaltenen Werten kommt die Größe und anatomische Beschaffenheit des Blattes zum Ausdruck:

$R^2\pi$ = Fläche eines Blattes. Bei amphistomatischen Blättern (z. B. der angeführten Rhinantheen) doppelt zu nehmen.

$R = \sqrt{\frac{R^2\pi}{\pi}}$.

l = Länge des Porus (Höhe der Schließzellen, an Querschnitten zu messen).

r = Radius der auf einen Kreis umgerechneten Querschnittsfläche des Porus (Zentralspalte) ergibt sich aus dem längeren (a) und kürzeren (b) Durchmesser des Porusquerschnittes:

$$r^2\pi = \frac{ab\pi}{4}; \quad r = \sqrt{\frac{ab}{4}}.$$

[1] In Renner's Abhandlung (l. c., p. 494) fehlt versehentlich bei der endgültigen Zusammenstellung der Formeln für Transpiration in bewegter und ruhiger Luft in der zweiten Formel der Multiplikator 60.

[2] Nach Brown und Escombe, l. c.

[3] Renner's Werte und auch die meinen für ρ sind berechnet aus den Tabellen bei: Kohlrausch, Kleiner Leitfaden der praktischen Physik. Leipzig 1900, p. 250.

$n =$ mittlere Anzahl von Spaltöffnungen auf 1 cm^2 des Blattes.[1]

Aus der angeführten Formel folgt, daß sich die Transpirationsgröße T_1 (bei p_1, t_1, f_1) zu T verhält wie $k_1 \rho_1$ zu $k\rho$.[2] Es läßt sich also, wenn man die Transpiration eines Blattes bei p, t, F und somit $k\rho$ kennt, berechnen, wie groß sie bei p_1, t_1, F_1 wäre. Damit haben wir ein Mittel an der Hand, die Mengen des transpirierten Wassers zweier Blätter, die wir bei verschiedenen Außenbedingungen beobachtet haben, unmittelbar vergleichbar zu machen.

Als Grundlage für die folgende vergleichende Zusammenstellung nehme ich folgende Verhältnisse an:

Größe des Blattes, beziehungsweise der Blätter im ganzen 5 cm^2.[3]

$$p_1 = 706,\ t_1 = 14,\ F_1 = 70,$$

also

$$k_1 = 0 \cdot 2744,\ \rho_1 = 0 \cdot 00000484.$$[4]

In die folgende Tabelle sind gleich auch die umgerechneten Resultate von Wägungsversuchen mit *Veronica*, *Lamium* und *Impatiens*, die auf dieselbe Weise wie die Zahlen für die Wasserabgabe der Rhinantheenblätter gewonnen sind, aufgenommen. Außerdem wurde es durch die angeführte Art der Umrechnung auch möglich, mehrere Ergebnisse O. Renner's zum Vergleich heranzuziehen (*Nuphar, Hydrangea, Gentiana, Rhododendron, Callisia, Tradescantia*).

---

[1] Die Berechnung für die zu »Versuch I« (p. 998 f.) verwendeten 5 Blätter von *Euphrasia Rostkoviana* ausgeführt. $R^2\pi = 1\ cm^2$, gesamte transpirierende Fläche also $1.5.2 = 10\ cm^2$, $R = 0 \cdot 056\ cm$, $l = 0 \cdot 0007\ cm$ (gemessen bei Vg. 850), $r = \sqrt{\frac{6 \cdot 8.1 \cdot 3}{4}}\ \mu = 0 \cdot 0015\ cm$, ρ (bei $t = 14°$ und $F = 70\,\%$) $=$ $0 \cdot 00000484$, k (bei $p = 706$ und $t = 14°$) $= 0 \cdot 2744$, $n = 11500$. Daraus ergibt sich $T = 0 \cdot 002188\ g$ pro Minute. Die stomatäre Wasserabgabe der 5 Blätter in 10 Minuten wäre also nach der Berechnung aus der Anatomie $=$ **0·0219** g. Beobachtet wurde **0·019** g.

[2] Dies gilt natürlich nur insofern, als durch die Variation von t und F nicht auch r (die Öffnungsweite der Zentralspalte, vgl. p. 1000) beeinflußt wird.

[3] Der geringe Unterschied, ob sich die 5 cm^2 Blattfläche auf mehrere Blätter verteilt oder nicht, wurde mangels einer Formel vernachlässigt.

[4] Vgl. p. 998 und Anm. 1 auf dieser Seite.

Art	Wasserabgabe in Milligramm innerhalb 10 Minuten	Art	Wasserabgabe in Milligramm innerhalb 10 Minuten
Euphrasia Rostkoviana	I. 19 II. 18	*Gentiana lutea*	I. 7·5 II. 3·4 III. 3·4
Odontites verna	19	*Tradescantia viridis* .	3·8
Alectorolophus Alectorolophus	17	*Callisia repens*	I. 2·8 II. 1·8 III. 2·0
Veronica Chamaedrys	6		
Lamium album	3·3	*Hydrangea hortensis*	1·8
Impatiens noli tangere	6	*Rhododendron hybridum*	0·48
Nuphar luteum (Luftblatt)	I. 4·0 II. 3·2		

Auch aus dieser Zusammenstellung ist klar ersichtlich, daß mindestens die speziell untersuchten, wohl sicher aber auch die übrigen Rhinantheen eine sehr starke Wasserabgabe durch Transpiration aufweisen, die derjenigen der angeführten autotrophen Pflanzen, auch soweit sie derselben Familie (*Veronica*) angehören, beiweitem überlegen ist. So wird z. B. sogar *Nuphar*, ein extremer Hygrophyt, in der Wasserabgabe von den Euphrasien um nahezu das Fünffache, die »Mesophyten«[1] *Callisia repens*, *Lamium album* und *Gentiana lutea* um das Sechs- bis Siebenfache übertroffen. Am bedeutendsten ist der Unterschied, wie zu erwarten, gegenüber Xerophyten, wie *Rhododendron*, dessen Transpiration gegen die der *Euphrasia*-Arten und des *Alectorolophus* um ungefähr das Vierzigfache zurückbleibt.

Dieses Ergebnis bildet eine neue Bestätigung für die von Prof. Heinricher aus seinen Kulturversuchen gewonnene Anschauung, daß der Parasitismus der Rhinanthaceen in erster Linie auf die Entnahme von

[1] Vgl. Renner, l. c., p. 506.

Wasser und von in diesem gelösten Nährsalzen aus den Wirtswurzeln gerichtet ist. Die erhöhte Transpiration bewirkt nämlich notwendig eine stärkere Zufuhr von Wasser und damit Salzen und stellt so eine zweckmäßige Anpassung an diese Art des Parasitismus dar.

Dieses Bedürfnis nach außerordentlich starker Transpiration bringt es auch dem Verständis näher, daß die Rhinantheen, und zwar gerade in erster Linie die *Euphrasia-* (sens. lat.) und *Alectorolophus-*Arten so hochentwickelte Ersatzapparate für die verhinderte Transpiration in den wasserausscheidenden Drüsen besitzen. Solche kommen ja auch bei anderen Pflanzen unserer Flora vor, aber doch kaum irgendwo in solcher Menge wie hier, wo sie oft nahezu die ganze Blattunterseite bedecken und nur kleine Inseln zwischen sich frei lassen, die dann von den Spaltöffnungsapparaten eingenommen werden.

Zusammenfassung.

1. *Euphrasia Rostkoviana*, *Odontites verna* und *Orthantha lutea* sind, wie die Versuche zeigen, einer ausgiebigen eigenen Kohlenstoffassimilation fähig.

2. Durch Bestreichen der Blattunterseite mit Kakaowachs wird die Assimilation bei allen drei Arten fast ganz verhindert; die hemmende Wirkung der Verstopfung der oberseits gelegenen Spaltöffnungen dagegen ist gering, trotzdem deren Anzahl nicht unbedeutend ist. Dies erklärt sich aus der spezifischen Funktion des unterseits gelegenen Schwammparenchyms als Durchlüftungsgewebe.

Die Spaltöffnungen der Blattoberseite scheinen die Assimilation nur dadurch zu fördern, daß sie einen Durchzug von kohlensäurehältiger Luft durch das ganze Blatt ermöglichen.

3. Die Ableitung der Assimilate aus einem mit Stärke gefüllten Blatt erfolgt bei *Euphrasia Rostkoviana, Odontites verna* und *Orthanta lutea* in präziser Weise.

4. Bei den genannten Rhinantheen sind die Spaltöffnungsapparate vollkommen beweglich. Verschluß der Spaltöffnungen tritt ein, sobald das Blatt schlaff zu werden beginnt.

5. Gleich nach Verschluß der Spaltöffnungen sinkt die Wasserabgabe plötzlich bedeutend (Aufhören der stomatären Transpiration; nur mehr die kutikulare bleibt wirksam). Läßt man die Pflanze weiter welken, so nimmt die Wasserabgabe allmählich gleichmäßig ab, bis das Trockengewicht erreicht ist. Bis zu diesem Zeitpunkt gaben in den beschriebenen Versuchen *Euphrasia Rostkoviana* und *Odontites verna* 60 bis 85%, *Alectorolophus* zirka 70% ihres Gewichtes in Form von Wasserdampf ab.

6. Wie der Vergleich mit autotrophen Pflanzen lehrte, ist die Wasserabgabe bei den angeführten Rhinantheen eine relativ sehr bedeutende. Sie ist mehrmals größer als bei allen von O. Renner und mir darauf untersuchten Autotrophen. Z. B. gibt ein Blattstück von *Euphrasia Rostkoviana* oder *Odontites verna* fünfmal mehr Wasser ab wie ein gleichgroßes von *Nuphar luteum* (Luftblatt), sechs- bis siebenmal mehr als *Gentiana*, *Callisia, Lamium* und andere Mesophyten, 40mal mehr als *Rhododendron* (Xerophyt!). Auch die derselben Familie der Scrophulariaceen angehörige *Veronica Chamaedrys* wird in der Wasserabgabe durch Transpiration mehrfach (um mehr als das Dreifache) übertroffen.

7. Diese große Intensität der Transpiration hängt offenbar mit der Eigenart des Parasitismus der Rhinantheen zusammen, der nach den Ergebnissen Heinricher's vorwiegend auf den Erwerb der nötigen Nährsalze gerichtet ist.

8. Das außerordentliche Bedürfnis nach Wasserabgabe macht es verständlich, daß gerade die Rhinantheen in den fast durchgehends einen sehr großen Teil der Blattunterseite einnehmenden Trichomhydathoden (»Schilddrüsen«) einen so hochentwickelten Ersatzapparat für die Transpiration besitzen.